Vestnik zoologii, **37**(2): 3–8, 2003

УДК 575.8

О РОЛИ ГИПОТЕЗ В ЗООЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

П. А. Пантелеев

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,
Ленинский пр., 33, Москва, 119071 Россия*

Получено 24 декабря 2001

О роли гипотез в зоологических исследованиях. Пантелеев П. А. — Большой объем эмпирических данных, накопленных в зоологии, нуждается в обобщениях, которые наиболее продуктивны при наличии рабочих гипотез. Многократно подтвержденная гипотеза становится теоретической концепцией, освещающей дальнейшее получение знаний. На примере двух концепций — эволюционной роли полов и экологической биоэнергетики — показаны научные достижения, полученные на основе гипотез, развитие которых привело к новым концептуальным представлениям.

Ключевые слова: эволюция, пол, экологическая биоэнергетика, грызуны, изменчивость, видообразование.

On the Role of the Hypotheses in Zoological Investigations. Panteleyev P. A. — A large amount of empiric data accumulated in zoology needs generalization. Generalizations are more productive when there are some hypotheses. A hypothesis confirmed many times becomes a conception, which elucidates the further obtaining of knowledge. For example, with the help of two conceptions, the Evolutionary Role of the Sexes, and the Ecological Bioenergetics, one can see the scientific achievements obtained on the basis of the hypotheses, the development of which led to these conceptual ideas.

Key words: evolution, sex, ecological bioenergetics, rodents, variation, origin of species.

Зоологической наукой накоплен немалый объем эмпирических данных, нуждающихся в теоретическом осмыслении. Между тем многие зоологи продолжают вести наблюдения и собирать материал безотносительно какой-либо гипотезы, полагая, что накопленные сведения сами выведут на некое обобщение. Известно, что разработка нового метода может дать прорыв в научных исследованиях. Достаточно вспомнить метод морфофизиологических индикаторов С. С. Шварца, давший толчок массе новых экологических работ. Интересная гипотеза также побуждает к развитию исследований. Но в отличие от нового метода, который в случае его доступности может быть относительно быстро распространен, гипотезу приходится неоднократно подтверждать, приводить все новые доказательства в пользу ее справедливости. Зато многократно подтвержденная, хорошо развитая гипотеза становится определенной системой взглядов — концепцией. А по мнению крупнейшего современного биолога Э. Майра (Mayr, 1982), развитие биологического мышления заключается именно в разработке и усовершенствовании концепций.

Новая концепция, как правило, провоцирует возникновение новых гипотез, иной раз по типу цепной реакции. На примере двух концепций рассмотрим какие научные результаты получены на их основе. Понимание важности концепций должно способствовать их развитию, побуждать к разработке новых концептуальных представлений.

Концепция эволюционной роли полов

Несколько десятилетий тому назад В. А. Геодакян (1965) выдвинул гипотезу дихронной (асинхронной) эволюции, согласно которой эволюция мужского пола предшествует эволюции женского. Мужской пол путем изменчивости своих структур «проверяет», соответствуют ли структурные сдвиги (новации) изменившимся условиям среды. Через мужской пол выполняется экологический аспект эволюции: популяция, вид получают информацию от переменной среды. Оказавшиеся неприспособленными, носители новаций гибнут, не оставляя потомкам генетической памяти о сдвигах. Женский пол направлен на закрепление

пригодных (приспособленных) новаций, выполняя альтернативный аспект эволюции — сохранение и генетическую передачу информации в поколениях. Позднее автор предложил гипотезу генетического механизма раздельнополой роли в эволюционном процессе (Геодакян, 1998). Постепенно взгляды В. А. Геодакяна оформились в достаточно стройную концепцию (Геодакян, 2000).

Из концепции В. А. Геодакяна о различии эволюционной роли полов вытекает новая гипотеза, согласно которой мужской пол должен отличаться большим фенотипическим разнообразием, чем женский (Геодакян, 1983). Из этого экологам полезно сделать практический вывод: исследовать популяционную изменчивость предпочтительнее на выборках с особями мужского пола. Для экологов имеет значение другая гипотеза, по которой мужскому полу эволюционно предопределена повышенная смертность по сравнению с женским. Обычно более высокую смертность самцов экологи объясняют их повышенной активностью, прежде всего в поисках фертильных самок.

Согласно концепции В. А. Геодакяна, мужской пол векторами своих изменений указывает направление эволюционных преобразований признака. Попробуем приложить эту гипотезу к разным жизненным формам грызунов. При этом будем иметь в виду, что, поскольку половые различия в размерах признаков у грызунов обычно невелики, их сравнительный анализ должен проводиться на больших выборках. Следует также максимально исключать возможность влияния возрастной и других форм изменчивости (Пантелеев и др., 1990). Просмотренные многие музейные коллекции оказались для этой цели малопригодны из-за отсутствия больших серий из одной и той же популяции, собранных в одно и то же время. Данные из литературных источников также недостаточны. Большинство зоологов ограничивается указанием, что различия в размерах самцов и самок не существенны.

В соответствии с правилом гидробионтности (Пантелеев, 1974), околоводные виды, берущие свое начало, очевидно, от «сухопутных», в процессе адаптации к полуводному образу жизни должны были увеличить размеры тела. В современных популяциях такое эволюционное преобразование должно найти отражение (по концепции Геодакяна) в том, что самцы крупнее, чем самки. Обратившись к таблице 1, мы можем убедиться, что данные соответствуют теоретически ожидаемому результату. В отношении ондатры и водяной полевки имеются палеонтологические сведения об их происхождении от более мелких предковых форм (Агаджанян, 1993, 2001).

Концепция В. А. Геодакяна позволяет высказать гипотетические представления о возможных направлениях для последующих исследований. Например, у норвежского лемминга самцы более крупные, чем самки, что согласуется с правилом Бергмана в процессе эволюционного становления этого вида. Родственный вид — желтая пеструшка — северному похолоданию не подвергался, о чем могут свидетельствовать одинаковые размеры животных разных полов (табл. 1). Но и у сибирского лемминга половые различия в размерах зверьков как-будто не наблюдаются. Если при дальнейшем сборе данных это положение будет подтверждено более надежно, можно высказать гипотезу, что сибирский лемминг ведет свою историю от норвежского. Поскольку последний уже был адаптирован к температурному режиму севера, принципиальных преобразований размеров тела у сибирского лемминга могло не происходить.

Отметим один феномен из орнитологии. Известно, что у ряда хищных птиц крупнее самки. Это обычно объясняют необходимостью более эффективной защиты гнезда. Не ясно, правда, почему эту роль с соответствующей эффективностью не мог бы выполнять самец. С позиций новой концепции объяснение надо искать не укрупнению размеров самок, а уменьшению таковых у самцов.

Таблица 1. Половые различия размеров тела у некоторых грызунов (верхняя строка — ♂, нижняя — ♀)

Table 1. The sexual differences in body sizes (upper line — ♂, lower — ♀)

Вид и место выборки	Выборка	Масса, г	Длина тела, мм	n	Источник данных
Lemmus sibiricus,	Взрослые,	62,4 ± 1,0	129,7 ± 0,6	158	Университет,
север Финляндии	более 40 г	56,4 ± 1,1	126,2 ± 0,8	93	г. Оулу
Lemmus sibiricus,	Взрослые,	93,2	138,1	54	Коллекция
Таймыр, пос. Тарея	более 70 г	93,4	137,6	43	ЗИН РАН
Lagurus luteus,	Перезимо-	100,4	147,0	53	Слудский и др.,
оз. Зайсан	вавшие	102,0	147,2	80	1978
Околоводные виды					
Myocastor coypus,	Взрослые	6700	603	82	Corbet et al.,
Великобритания		6360	593	99	1977
Ondatra zibethicus,	Взрослые	1137,4	308,6	37	С. Л. Самар-
Средн. Приднепровье		1084,5	300,0	30	ский
среднее течение Колымы	Старше	1127 ± 13,6	332,2 ± 1,6	103	Лабутин и др.,
	года	1049 ± 13,2	328,1 ± 1,2	102	1976
Arvicola amphibius,	Вся	127 ± 3,0	154 ± 1,4	407	A. Myllymaki
остров на Балтике	популяция	113 ± 2,8	148 ± 1,5	305	(Хельсинки)
Волго-Ахтубинская пойма	Взрослые	171 ± 4,9	192 ± 2,3	57	Собств. сборы
		158 ± 5,1	179 ± 1,4	54	
пойма Иртыша выше	Без juvenis	165 ± 4,1	180 ± 2,5	106	Собств. сборы
Семипалатинска		145 ± 4,4	174 ± 1,9	123	
Microtus oeconomus,	Взрослые	47,8 ± 1,6	130,8 ± 1,6	32	Собств. сборы
Казахстан, оз. Тенгиз		36,9 ± 1,5	119,4 ± 1,5	34	
пойма Оби севернее	Перезимо-	56,6 ± 1,3	135,0 ± 1,4	60	Собств. сборы
Новосибирска	вавшие	49,1 ± 1,7	127,0 ± 1,8	41	
Горные норники					
Ellobius lutescens,	Перезимо-	52,5 ± 0,5	107,0 ± 0,9	48	Коллекция
Армения, Вохгаберт	вавшие	65,0 ± 1,8	118,4 ± 1,6	33	Н. Н. Воронцова, ЗИН
Ellobius alaicus,	Перезимо-	53,2 ± 1,0	112,0 ± 0,9	33	Тот же
Памир	вавшие	56,8 ± 1,1	116,3 ± 1,1	27	
Ellobius talpinus,	Взрослые	41,8 ± 0,7	110,8 ± 0,7	44	В. Н. Больша-
Южный Урал		44,9 ± 1,3	112,8 ± 1,2	26	ков
Dinaromys bogdanovi,	Взрослые	61,3 ± 1,8	133,4 ± 1,4	24	Б. М. Петров
сев.-зап. Македонии		69,6 ± 2,3	140,7 ± 1,1	21	(Белград)
Alticola argentatus,	Взрослые	33,5 ± 1,0	113,6 ± 1,2	61	О. В. Митро-
Гиссарский хребет		37,4 ± 0,9	116,5 ± 0,8	73	польский (Ташкент)
Alticola strelzowi,	Взрослые	44,1	118	51	Слудский и др.,
Казахстан		48,1	121	58	1978
Древесно-лазающие виды					
Sciurus vulgaris,	Взрослые	371	215	92	Degn, 1973
Дания		376	217	78	
Пиренеи	Взрослые	278	214	39	Vericad-Coro-
		286	216	40	minas, 1970
Карелия	Взрослые	306	212	130	Ивантер, 1971
		323	216	114	
Tamias sibiricus,	Взрослые	93	150	50	Попов, 1960
Волжко-Камский край		96	151	50	
окр. Новосибирска	Взрослые	81 ± 2	142 ± 1,4	90	В. И. Телегин
		91 ± 2,8	146 ± 2,6	22	(Новосибирск)

Концепция экологической биоэнергетики

С выходом книги Н. П. Наумова «Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов» (1948) зоологическое сообщество узнало, что мыши и полевки принципиально различаются по экологии: одни — семеноядыпп, другие — зеленояды. Питание различным типом корма обусловливает существенные отличия у этих двух групп животных в образе жизни и динамике численности. Это было важное зоологическое открытие. В дальнейшем, подготовив 2 руководства (Наумов, 1955, 1963), автор отдал приоритетную роль трофическому фактору по сравнению с теплообменом. Между тем, в предыдущих учебных пособиях (Кашкаров, 1933, 1938) приоритетная роль в экологии животных отводилась температуре среды. Концепция Н. П. Наумова о ведущей роли питания в жизни животных определила почти на четыре десятилетия приоритеты научных исследований по экологии. На фоне массы работ по трофическим связям млекопитающих публикаций об особенностях их теплообмена, зависимости животных от температуры среды насчитывались буквально единицы.

В 1983 г. вместо концепции о приоритетной роли питания была предложена концепция экологической биоэнергетики. В своей работе (Пантелеев, 1983) я привел аргументы в пользу того, что, по крайней мере, в жизни млекопитающих малых размеров главным фактором является температура среды, а с точки зрения эколога приоритетным процессом служит теплоотдача (рис. 1). Согласно этой концепции, в основе физиологии, экологии и поведения животных в первую очередь лежит теплообмен. Трофический фактор, питание, разумеется, играет важную роль в энергетике в животного, но в целом уступает теплообмену. Смена концепции существенно влияет на изменение наших представлений о мотивации образа жизни животных, затрагивает некоторые практические аспекты, например, при разработке прогнозов численности.

С позиций новой концепции в течение ряда лет мною с сотрудниками на разных группах мелких млекопитающих обоснована каузальная зависимость географической изменчивости размеров животных от климатических условий и, в частности, от температуры. Результаты этих работ обобщены в монографии (Пантелеев и др., 1990). Подчеркну лишь один из практических результатов. Анализ нарушения установленной закономерности изменчивости дает в руки исследователя метод предсказания нового (иного) вида. Так был предсказан ранее неизвестный для Дагестана вид *Microtus rossiaemeridionalis*; новый вид, возведенный в видовой ранг из подвидового, *Sicista strandi*; наличие иного не *Apodemus sylvaticus* вида в Ленинградской обл., оказавшегося *Apodemus microps* = = *Sylvaemus uralensis*.

Известно, что генетический критерий в свое время был изъят из дефиниции подвида из-за трудностей его выявления. В результате многие подвиды выделены лишь на основе экстерьерных различий. Если подвид отличается только признаками, особенности которых соответствуют экогеографическим правилам Бергмана и Аллена, то такой фенон может представлять собой экотип и не может считаться валидным носителем наследственной географической изменчивости. На примере морфометрического анализа грызунов определенного региона было показано (Пантелеев и др., 1990), что у всех десяти видов, подразделяемых на подвиды, последние таковыми не являются. В другом случае анализу были подвергнуты три десятка подвидов одного и того же вида (водяной полевки), где различия таксономического уровня оказались лишь у одного фенона. Результатом «борьбы» за чистоту категории подвида явилось многократное сокращение подвидоописательства, засоряющего научную литературу.

Осознание в качестве ведущего фактора температуры среды позволило найти решение спорной проблемы в отношении установления южной границы Па-

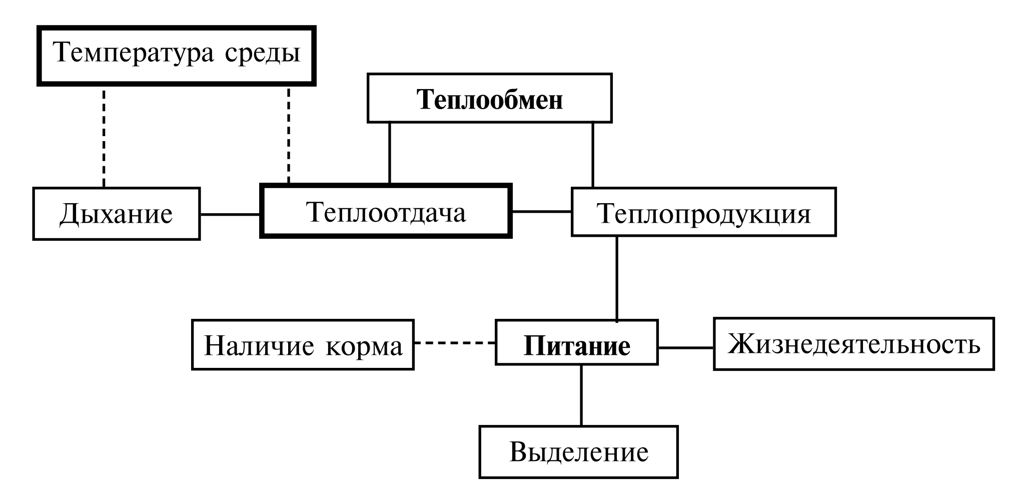


Рис. 1. Схема экологической биоэнергетики организма.

Fig. 1. Scheme of organism ecological bioenergetic.

леарктики. Существует более 20 вариантов ее проведения (Cox, Moore, 1985), причем расстояние между крайними вариантами в Юго-Восточной Азии достигает 1000 км. Показано (Пантелеев, 1998), что палеарктические виды далеко на юг проникают по верхним поясам гор в рамках «своего» бореального климата, а тропические виды в палеарктическую область попадают по долинам гор. Таким образом происходит экологическое размежевание палеарктов с тропическими видами.

Концепция экологической биоэнергетики, основанная на ведущей роли теплообмена и трактующая температуру среды в качестве главного фактора в жизни животных, дает возможность иначе представлять и накопление признаков будущего вида в недрах вида-донора (Пантелеев, 2000). Обзор данных по росту и развитию животных (Мина, Клевезаль, 1976) показывает, что температура прямо влияет на рост молодых особей. В результате влияния температуры среды отличия между популяциями могут достигать масштабов, перекрывающих подвидовые. Поэтому в теории видообразования следует отказаться от представления длительного накопления мелких изменений. Признаки нового вида, адаптивно связанные с температурным режимом среды, могут формироваться в принципе за одно поколение, т. е. сальтационно. Естественному отбору остается закрепить готовую форму в условиях длительной стабилизации изменившейся нормы реакции на новое качество температурного фактора. Не это ли имел в виду академик С. С. Шварц (Васильев, 1999), когда говорил что наука стоит на пороге неоламаркизма?

Таким образом, на смену концепции постепенного накопления признаков нового вида предлагается гипотеза, согласно которой морфологические признаки (по крайней мере, экстерьерные) нового вида на данной территории проявляются заранее под воздействием неординарного изменения температурного фактора, своего рода «преадаптация». Коль скоро возникновение морфологических новаций возможно сальтационно (как проявление нормы реакции вида-донора), следует, что по проблеме сальтаций между теориями Ламарка и Дарвина может и не быть антагонизма. Сначала морфологические сдвиги-новации по Ламарку, а затем формирование нового генофонда с включением дарвиновского естественного отбора.

Агаджанян А. К. Происхождение и эволюция ондатры // Ондатра: Морфология, систематика, экология. — М. : Наука, 1993. — С. 7—19.

Агаджанян А. К. Происхождение и эволюция // Водяная полевка: Образ вида. — М. : Наука, 2001. — С. 22—54.

Васильев А. Г. Штрихи к портрету // Академик С. С. Шварц. Материалы к биографии. Воспоминания. — Екатеринбург : УрО РАН, 1999. — 203 с.
Геодакян В. А. Роль полов в передаче и преобразовании генетической информации // Пробл. передачи информации. — 1965. — 1, № 1. — С. 105–113.
Геодакян В. А. Эволюционная логика дифференциации полов и долголетие // Природа. — 1983. — № 1. — С. 70–80.
Геодакян В. А. Эволюционная роль половых хромосом (новая концепция) // Генетика. — 1998. — **34**, № 8. — С. 1171–1184.
Геодакян В. А. Эволюционные хромосомы и эволюционный половой диморфизм // Изв. АН. Сер. биол. — 2000. — № 2. — С. 133–148.
Ивантер Э. В. К биологии белки в Карелии // Учен. зап. Петрозавод. ун-та. Биол. и с.-х. науки. — 1971. — **19**, № 5. — С. 139–160.
Кашкаров Д. Н. Среда и сообщество (Основы синэкологии). — М. : Медгиз, 1933. — 244 с.
Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных. — М. ; Л. : Медгиз, 1938. — 602 с.
Лабутин Ю. В., Луковцев Ю. С., Попов М. В. и др. Ондатра северо-восточной Якутии: экология и промысел. — М. : Наука, 1976. — 187 с.
Мина М., Клевезаль Г. А. Рост животных. — М. : Наука, 1976. — 291 с.
Наумов Н. П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1948. — 203 с.
Наумов Н. П. Экология животных. — М. : Сов. наука, 1955. — 533 с.
Наумов Н. П. Экология животных. — М. : Высш. шк., 1963. — 618 с.
Пантелеев П. А. Правило гидробионтности применительно к размерам тела мелких млекопитающих // I междунар. териол. конгр. — 1974. — **2**. — С. 101.
Пантелеев П. А. Биоэнергетика мелких млекопитающих. Адаптация грызунов и насекомоядных к температурным условиям среды. — М. : Наука. — 1983. — 271 с.
Пантелеев П. А. Грызуны Палеарктики: состав и ареалы. — М. : ИПЭЭ РАН, 1998. — 117 с.
Пантелеев П. А. Роль температурного фактора в географическом видообразовании // Экология. — 2000. — № 2. — С. 83–88.
Пантелеев П. А., Терехина А. Н., Варшавский А. А. Экогеографическая изменчивость грызунов. — М. : Наука, 1990. — 373 с.
Попов В. А. Млекопитающие Волжско-Камского края. — Казань : Изд-во АН СССР, 1960. — 468 с.
Слудский А. А., Бекенов А., Борисенко В. А. и др. Млекопитающие Казахстана. Т. 2. — Алма-Ата : Наука КазССР, 1978. — 491 с.
Cox C. B., Moore P. D. Biogeography. An Ecological and Evolutionary Approach: Ed. 4. — Oxford, 1985. — 244 p.
Corbet G. B., Southern H. N. The handbook of British mammals. 2nd ed. — Oxford, 1977.
Degn H. I. Systematic position, age criteria and reproduction of Danish red squirrels (Sciurus vulgaris L.) // Dan. Rev. Game Biol. — 1973. — **8**, N 2. — P. 1–24.
Mayr E. The growth of biological thought: diversity, evolution; and inheritance. — Cambridge : Belknap, 1982. — 974 p.
Vericad-Corominas J. R. Estudio faunistico y biologico de los mamiferos montaraces del Pirineo // Publ. Centro Pirenaico Biol. exp. Jaca. — 1970. — **4**. — P. 7–231.